

MODIFICATIONS STRUCTURALES DE LA PAROI LIÉES A L'ENVIRONNEMENT

par Marie-France ROQUEBERT* et David MINTER**

RÉSUMÉ. – L'ultrastructure de la paroi des hyphes végétatives de quelques champignons est étudiée sous diverses conditions de développement : en milieu aérien, à la surface ou dans le milieu gélosé et en milieu liquide. Dans ces deux dernières situations, les strates externes peuvent être dissociées et même disparaître. Des modifications analogues sont mises en évidence entre les cellules constitutives des enveloppes de quelques ascomes et conidiomes. Les incidences de cette propriété sur la morphogénèse sont discutées.

SUMMARY. The wall ultrastructure of vegetative hyphae of various fungi was studied. The hyphae had developed aerially, on or in agar, and in liquid culture. In the last two cases external wall layers became dispersed or even disappeared. Similar changes to layers are demonstrated for component cells of ascomatal and conidiomatal walls, and the relevance of these features interpreting morphogenesis is discussed.

MOTS CLEFS : Paroi, ultrastructure.

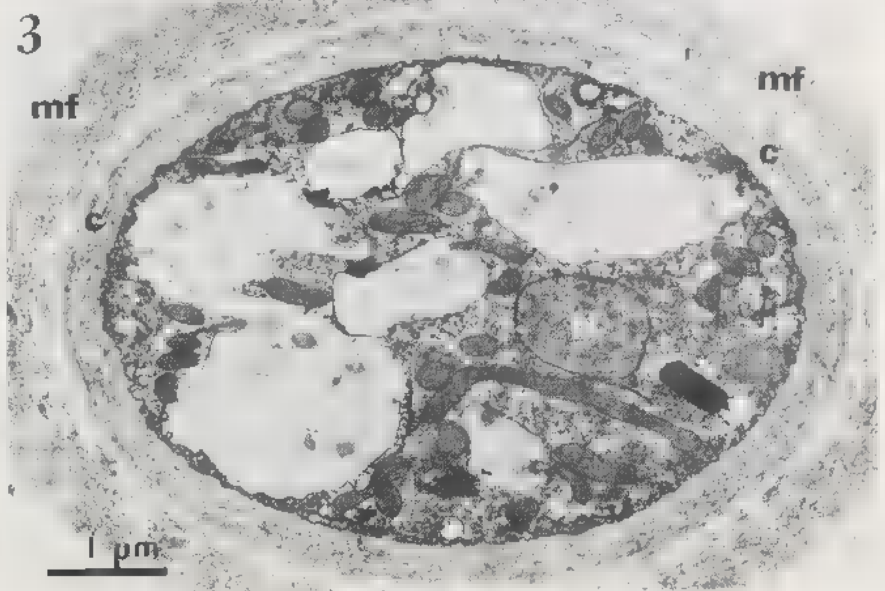
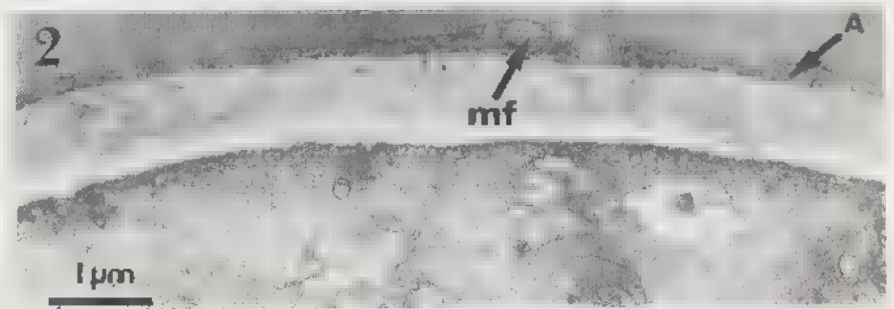
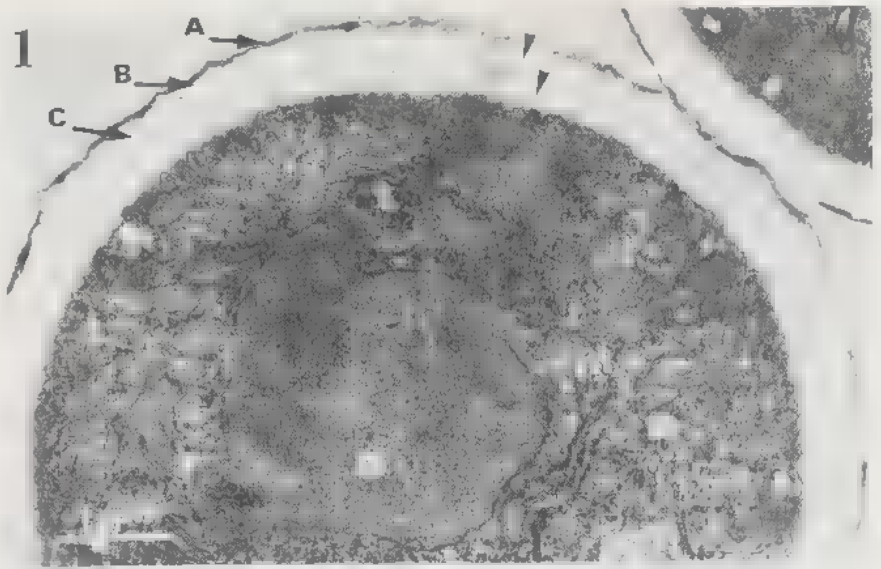
La paroi des champignons est une structure qui sépare la cellule de l'extérieur et aide au maintien de la morphologie. Elle limite l'effet des variations physiques ou chimiques du milieu ambiant sur le contenu cellulaire et c'est par son intermédiaire que s'effectue l'absorption des éléments nutritifs contenus dans le milieu.

La faculté d'adaptation que ce rôle protecteur suggère conduit à penser que la structure pariétale est susceptible d'être modifiée en réponse à des changements externes.

Chez les champignons conidiens, la morphogénèse et le bourgeonnement en particulier, impliquent la participation de la paroi (ROQUEBERT, 1981). Une modification structurale de celle-ci peut donc avoir une incidence sur le déroulement des processus morphogénétiques.

* Laboratoire de Cryptogamie, M.N.H.N., 12 rue Buffon, 75005 Paris. L.A. 257 - CNRS.

** C.M.I., Kew, Surrey TW9 3 AF, Grande Bretagne.



Dans la nature, le développement des champignons débute en milieu à très forte teneur en eau. Le passage à la forme reproductrice s'effectue généralement chez les champignons filamenteux en conditions aériennes. La constatation de cette nécessité biologique nous a conduit à étudier et à comparer les structures pariétales des éléments végétatifs de quelques Hyphomycètes observés en milieu aérien et en milieu à forte teneur en eau libre, tels qu'un milieu gélosé et un milieu liquide. D'autre part, les fructifications closes, ascomes ou conidiomes, sont constituées de cellules étroitement juxtaposées dont les parois contiguës tendent à s'unir en une sorte de tissu dont la cohésion est assurée par une substance mucilagineuse (KORF, 1973). Aux fins de comparaison nous examinerons aussi les parois cellulaires à l'intérieur de ces deux types de conceptacles.

L'influence de certains composants chimiques du milieu (métabolites ou antibiotiques) sur la structure de la paroi a été étudiée pour quelques champignons (BURNETT, 1979). La présence de sorbose par exemple dans le milieu de culture de *Neurospora crassa* entraîne un épaissement considérable de la paroi et l'apparition d'une strate externe, dense, de texture fibreuse (SHATKIN & TATUM, 1959). Les données concernant l'action des facteurs physiques (action de la température, du CO₂, de l'oxygène, du pH, de l'eau, etc.) concernent principalement les champignons dimorphiques (MOONEY & SYPHERD, 1976; COLE & NOZAWA, 1981). Mais les résultats portent sur le déterminisme du dimorphisme et sur les modifications de la constitution chimique plus que sur l'organisation des constituants pariétaux entre eux.

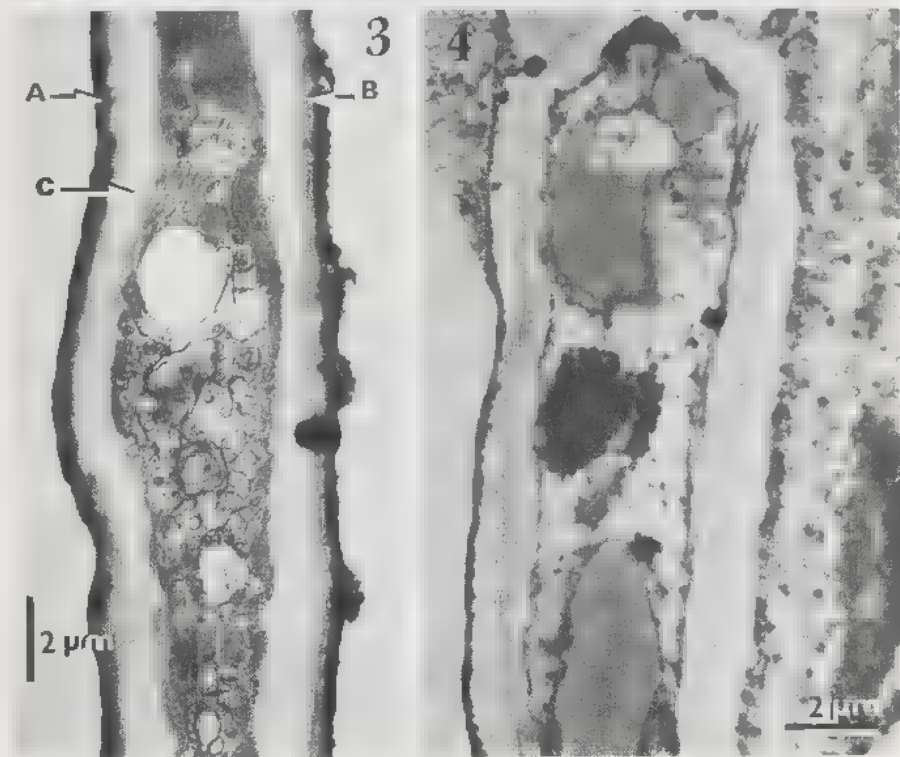
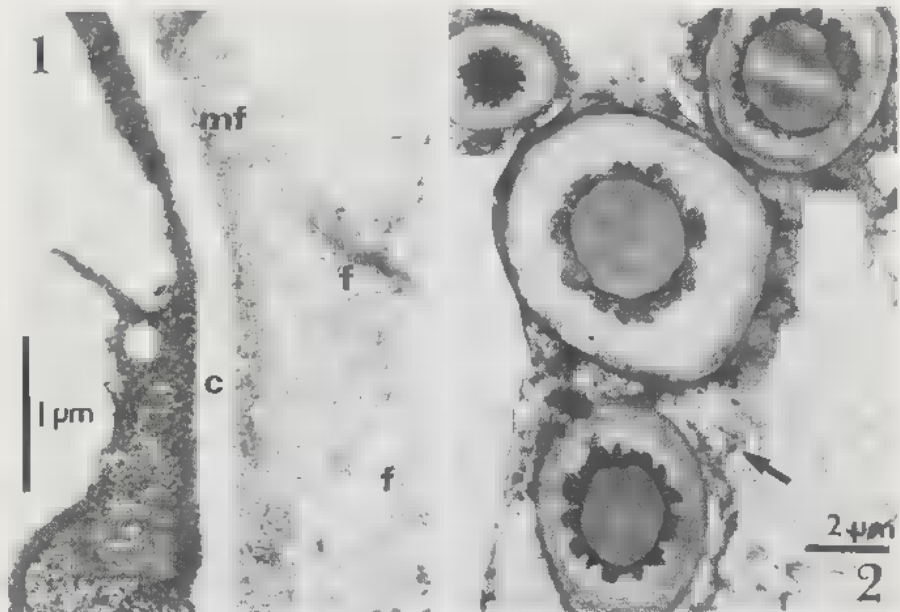
MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons examiné les filaments mycéliens de deux Hyphomycètes hyalins : *Aspergillus tamaris* Kita et *Stilbothamnium nudipes* Haum., et un dématié : *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link.

Les champignons sont cultivés sur milieu à base de Malt gélosé à une température de 22°C. Après huit jours de développement, des fragments cubiques de culture contenant du mycélium intramatriciel et du mycélium appliqué à la surface sont découpés et plongés dans le fixateur. D'autre part, sur la même culture, du mycélium aérien, superficiel, est prélevé en zone subpériphérique et

Planche 1. — Coupes transversales dans des hyphes de *S. nudipes*. 1. Mycélium aérien. La paroi est composée de trois strates A, B et C, elle-même constituée de deux sous-unités. 2. Mycélium appliqué à la surface du milieu gélosé. On note le décollement de A et l'extension d'un matériel fibreux (mf) sous-jacent. 3. Mycélium intramatriciel. Extension considérable du matériel fibreux et disparition des strates A et B.

Plate 1. — Transverse section of *S. nudipes* hyphae. 1. Aerial mycelium. The wall is composed of three layers, A, B and C, its being made of 2 sub-layers. 2. Mycelium on the surface of agar. Note the way layer A is separating with an extension of the underlying fibrous material (mf). 3. Immersed mycelium, showing considerable extension of the fibrous material, and disappearance of layers A and B.



fixé à son tour. Lors de l'inclusion, nous avons orienté les petits blocs de culture de façon perpendiculaire au plan de coupe afin de localiser plus aisément la situation du mycélium par rapport à la gélose nutritive. Nous avons aussi cultivé ces champignons en milieu liquide à base de jus de carotte et séparé le mycélium par centrifugation. Enfin, nous avons étudié des coupes dans des acervules de *Marsoniella juglandis* (Lib.) Hönel emend. Roquebert et Fayret, prélevés directement à la surface des feuilles de *Juglans regia*. Les techniques de fixation et d'inclusion pour ce type de matériel ont été exposées dans un précédent article (ROQUEBERT, 1981).

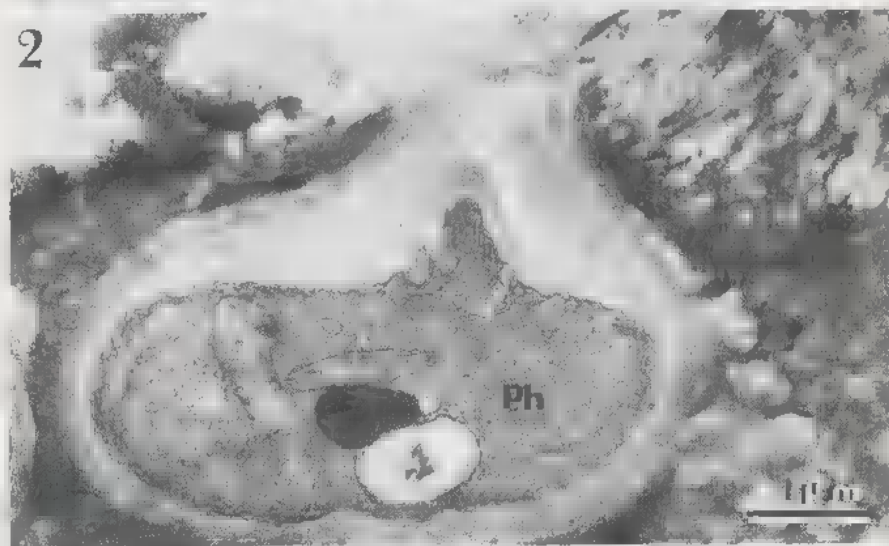
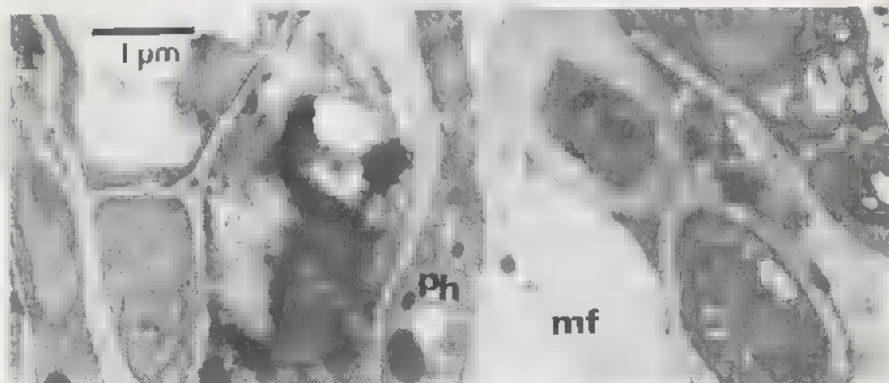
Pour les Ascomycètes, *Hypoderma rubi* (Pers.) D.C. ex Chev., *Lophodermella sulcigena* (Rostrup) Höhnel et *Lophodermium conigenum* (Brunaud) Hilitzer, les échantillons ont été placés pendant 24 heures dans un bain de glutaraldéhyde à 3 % dans un tampon phosphate 0,05 M (pH 7,2), puis transférés dans le tampon pur durant 24 heures, et enfin dans le tétraoxyde d'Osmium à 1 % dans le tampon, pour une durée d'une heure. Après déshydratation dans l'acétone (5 minutes par bain de dilution décroissante et 2 bains d'acétone pure) le matériel est inclus dans une résine TAAB après une série de bains résine/acétone prolongés, un jour pour les 4 premiers et 48 heures pour la résine pure. Il est ensuite mis à polymériser pendant 18 heures à 70°C puis coupé et coloré pendant 10 minutes dans une solution saturée d'acétate d'Uranyle, dans l'acétone, puis dans le citrate de plomb durant 25 minutes (REYNOLDS, 1963).

RÉSULTATS

1. La paroi des hyphes aériennes a une structure comparable chez les champignons hyalins et dématiés (Pl. 1 et 2). Elle est composée d'une fine pellicule externe opaque aux électrons (A) étroitement appliquée à une mince strate sombre, homogène, d'épaisseur régulière, (B); celle-ci limite une couche beaucoup plus épaisse, perméable aux électrons, de texture fibrillaire, la couche

Planche 2. - 1. Hyphe végétative de *A. tamaritii* en milieu liquide. Vers l'extérieur de la cellule le matériel fibreux (mf.) ■■ dissocie en fibres lâches (f). - 2, 3 et 4. Mycélium de *C. herbarum*. 2. Hyphes intramatriciales. On note la disparition de la strate A et la présence d'une substance amorphe renfermant des granules opaques, qui unit les hyphes entre elles (flèches). 3. Hyphe aérienne avec une paroi complète (A, B et C) pigmentée. 4. Hyphe appliquée à la surface de la gélose. (ma : milieu aérien, mg : milieu gélosé). La paroi de la face exposée au milieu aérien est dense et complète tandis que celle de la face située dans la gélose se dissocie en une couche lâche renfermant des granules opaques.

Plate 2. - 1. Vegetative hypha of *A. tamaritii* in liquid medium. Fibrous material (mf) is becoming dispersed in loose strands (f) towards the cell exterior. - 2, 3 and 4. Mycelium of *C. herbarum*. 2. Immersed hyphae. Note disappearance of layer A, and presence of amorphous material containing opaque granules and uniting the hyphae (arrows). 3. Aerial hyphae with pigmented and complete (A, B and C) wall. 4. Hypha on the surface of agar. (ma : aerial environment; mg : agar environment). The wall on the side exposed to air is dense and complete, while that on the agar side is separated out into a loose cushion containing opaque granules.



C. Souvent on distingue à l'intérieur de C deux strates concentriques définies par l'orientation des fibrilles constitutives qui sont rectilignes vers l'extérieur tandis qu'elles sont ondulées vers le plasmalemme dont elles suivent les indentations (Pl. 1, fig. 1 et 2).

Dans le cas des champignons dématiés, des granulations que nous supposons de nature pigmentaire en raison de leur absence dans le mycélium hyalin, se superposent à cette structure fondamentale (Pl. 2). Leur densité est croissante de l'intérieur vers l'extérieur de la paroi où elles s'agrègent au niveau de A en une croûte très sombre, d'épaisseur irrégulière, tandis que B, plus claire, est d'aspect homogène et d'épaisseur à peu près constante. Enfin, la structure de la couche C est soulignée par la présence de petits grains opaques régulièrement disposés sur les fibrilles constitutives. La pigmentation est donc surtout visible dans les strates les plus externes, une mince zone hyaline persistant presque toujours au niveau du plasmalemme.

Cette structure pariétale peut être altérée suivant l'état physique du milieu, liquide ou gélosé, et, dans ce dernier cas, suivant la localisation des hyphes par rapport au substrat.

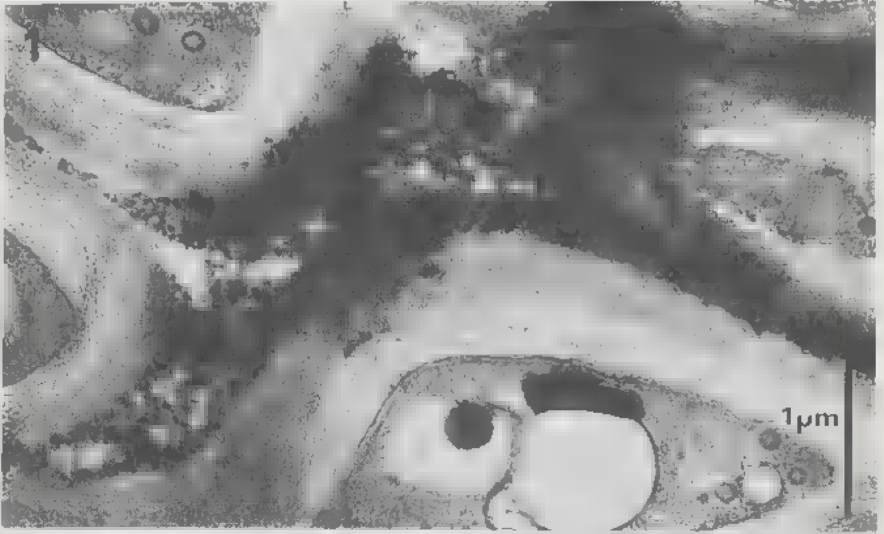
— Sur une hyphe de *S. nudipes* prélevée au contact du milieu gélosé, on peut observer que la pellicule externe A est, par endroits, décollée de la paroi fondamentale par suite de l'extension d'un matériel intercalaire de texture fibreuse (Pl. 1, fig. 2).

— Autour du mycélium intramatriciel, cette nouvelle enveloppe prend une extension considérable. Elle est constituée d'un réseau aux mailles lâches qui s'étend parfois jusqu'à la couche profonde de C (Pl. 1, fig. 3), tandis que la pellicule externe a complètement disparu (Pl. 1, fig. 2).

— En milieu liquide, le gonflement est tel que les fibrilles finissent par se désolidariser et se trouvent rejetées dans le milieu ambiant (Pl. 2, fig. 1). La désagrégation des constituants externes de la paroi peut donc conduire à une hyphe privée d'une partie de son enveloppe protectrice et dont la limite externe devient difficile à localiser (Pl. 2, fig. 1). La paroi des hyphes dématiées subit le même type de désagrégation et de dispersion des composants externes. La figure 4, (Pl. 2), montre une coupe dans une hyphe appliquée à la surface du milieu de culture. La partie aérienne de ce filament ■ une structure typique. Par contre, dans la partie située dans la gélose on note la désagrégation des constituants pariétaux externes, visualisés par la dispersion des grains de pig-

Planche 3. — Coupe dans le conidiome de *Marssoniella juglandis*. 1 et 2. Présence d'une substance fibreuse (mf) unissant les cellules du conidiome. ph : phialide. 3. Cellule sporogène dont la paroi montre par endroits des granulations sombres (g) externes, une formation réticulée lâche (tête de flèche) ou encore est complètement dénudée (tête de flèche noire).

Plate 3. — Sections of the conidioma of *Marssoniella juglandis*. 1 and 2 : Fibrous material (mf) uniting the conidioma component cells. ph: phialide. 3. Sporogenous cell with a wall showing in different places opaque granules (g), loose reticulation (arrowhead) and complete denudation (black arrowhead).



ment au sein d'une gaine réticulée lâche. En certains points, la paroi se trouve ainsi complètement dépourvue de son revêtement externe et peut, localement, perdre son aspect pigmenté. Contrairement à ce que l'on observe dans les hyphes hyalines, la couche B reste cependant identifiable dans la plupart des cas observés.

Lorsque les hyphes sont juxtaposées dans le milieu, elles sont liées entre elles par une sorte de réseau lâche qui pourrait résulter de la fusion des enveloppes externes, désagrégées, de chacune d'elles. Dans le cas des champignons dématiés on observe, au sein de cette gaine commune, des granulations pigmentaires éparses (Pl. 2, fig. 2).

2. Conidiomes

Une texture analogue se retrouve entre les phialides contiguës à l'intérieur des acervules de *Marssonietta juglandis*. Les parois portent des granulations sombres disposées de façon très hétérogène ou en sont même, le plus souvent, totalement dépourvues et peuvent alors apparaître hyalines (Pl. 3, fig. 3). Les appareils sporogènes et les hyphes qui constituent le stroma de l'acervule sont unis entre eux par un matériel fibrillaire plus ou moins lâche selon la proximité des cellules (Pl. 3, fig. 2).

3. Ascomes

Au cours de leur agrégation et de la maturation du stroma, les cellules des ascocarpes de certaines Rhytismatacées (*Hypoderma rubi*, *Lophodermella sulcigena*, *Lophodermium conigenum*) subissent une transformation pariétale dans le même sens. En effet, lorsqu'elles sont jeunes et vivantes, elles sont entourées d'une paroi où l'on peut encore distinguer une épaisse couche C limitée à la périphérie par une strate opaque aux électrons nettement distincte par endroits. Au cours de la maturation du stroma, cette couche externe se désagrège d'abord au niveau des méats, libérant dans les espaces intercellulaires des granules opaques qui confluent avec ceux des cellules voisines. Dans un stroma mûr, la limite extérieure des parois cellulaires est impossible à distinguer;

Planche 4. — Coupes longitudinales à travers le clypeus de quelques espèces de Rhytismatacées. 1. *Lophodermella sulcigena* : cellules vivantes dans un jeune clypeus montrant une couche fibreuse élargie, avec des granules de matériel opaque (fm), et des dépôts commençant à cimenter les cellules adjacentes. 2. *Lophodermium conigenum* : identique à l'exemple 1. 3. *Hypoderma rubi* : cellules lysées dans un clypeus âgé. On notera que celui-ci est maintenant une structure inerte composée principalement de dépôts opaques formant un « ciment ».

Plate 4. — Vertical transverse sections of the clypeus of various species of the Rhytismataceae. 1. *Lophodermella sulcigena* : living cells in young clypeus, showing enlarged fibrous layer with granules of opaque material (fm), and opaque deposits beginning to cement adjacent cells. 2. *Lophodermium conigenum*, a similar example to 1. 3. *Hypoderma rubi* : dead cells in old clypeus. Note how no cellular contents remain and the clypeus is now an inert structure composed principally of opaque deposits forming a « cement ».

les cellules, vidées de leur contenu, sont entourées d'une fine paroi lamellaire, la couche C, qui se fond vers l'extérieur dans le « ciment » dense qui occupe tous les espaces intercellulaires et unit ainsi les cellules entre elles (Pl. 4).

DISCUSSION

Les observations que nous venons d'exposer montrent que la structure de la paroi des hyphes (hyalines ou pigmentées) est susceptible d'être modifiée selon son environnement. Ce changement de structure peut aller jusqu'à la disparition des composants externes, laissant la paroi limitée à une mince enveloppe, la couche C, autour du plasmalemme.

Les causes éventuelles de cette transformation et ses incidences sur la morphogenèse doivent alors être considérées.

D'après les conditions culturales dont nous avons pu observer les effets, plusieurs facteurs peuvent être mis en cause : la diminution de l'oxygénation, le taux d'humidité ambiante, ou l'état fonctionnel de la paroi dans les échanges entre le milieu et la cellule.

Le comportement de la paroi des hyphes immédiatement appliquées à la surface de la gélose tendrait à montrer que la désagrégation est plutôt liée à l'activité absorbante de la paroi et à une oxygénation moindre. En effet, la face inférieure est désagrégée tandis que la face supérieure, exposée à l'air et sans contact direct avec le milieu nutritif, ■ une structure complète et ténue. Dans ce cas, le facteur humidité ne semble pas responsable du changement structural puisque son taux n'est pas sensiblement différent aux 2 niveaux. L'ambiance de la boîte de Pétri que nous avons considérée comme « condition aérienne » a, en effet, une humidité relative équivalente à celle du milieu gélosé (95-96 % selon CAHAGNIER, com. pers.). Pourtant, en milieu liquide, la désagrégation est très importante (Pl. 2, fig. 1). Il pourrait s'agir d'une sorte de solubilisation de certains composants des strates externes, sans doute polysaccharidiques, la partie protéique n'étant pas touchée par ce phénomène. Le réseau de fibres protéiques se trouve ainsi relâché et s'étale vers l'extérieur.

Des modifications structurales analogues à celles que nous avons décrites ont été mises en évidence dans les hyphes de *Bipolaris maydis* (EVANS & STEMPEN, 1980; EVANS & al., 1981). Les auteurs interprètent les figures de dispersion des composants externes et leur agrégation en une couche compacte irrégulière comme les phases successives caractérisant les hyphes jeunes puis les hyphes âgées. Cependant le matériel étant prélevé, pour les hyphes jeunes en périphérie de la culture, donc intramatriciel ou superficiel, et pour les hyphes âgées au centre du thalle où la proportion de mycélium aérien est beaucoup plus forte, on peut penser que les figures de EVANS & al. reflètent le même phénomène que les nôtres et relèvent de la même interprétation. Dans le même sens, WHEELER & GANTZ (1979), ont montré que, sur feuille d'avoine, les hyphes de *Bipolaris maydis* peuvent être entourées d'une gaine fibrilleuse épaisse lorsqu'elles sont sous la cuticule foliaire ou en suspension dans une goutte d'eau distillée.

Dans le cas des champignons dimorphiques, l'expression du dimorphisme est liée aux conditions de développement et s'accompagne généralement de modifications sensibles dans la structure et la composition pariétales (COLE & NOZAWA, 1981). Dès 1962, BARTNICKI-GARCIA & NICKERSON avaient observé que la formation des blastospores chez *Mucor rouxii* (*Amylomyces rouxii*), en milieu liquide, s'accompagnait d'un épaissement considérable de la paroi. GARRISSON & al. (1975) ont établi que, en milieu liquide, les hyphes de *Sporothrix schenkii* bourgeonnent directement des blastospores. Elles sont alors entourées d'un matériel microfibrillaire lâche, dense aux électrons, analogue à celui que nous avons observé. Selon les auteurs, cette substance réticulée est de même nature (mucoside acide) que celle qui constitue la couche pariétale externe homogène et dense, de la forme levure obtenue en milieu gélosé.

Cette faculté de désagrégation que possède la paroi végétative en réaction aux conditions de développement peut avoir des conséquences sur la morphogénèse.

La poussée des formations endogènes (bourgeonnement, ramification) peut s'extérioriser de façon différente selon l'épaisseur et la consistance plus ou moins plastique de l'enveloppe qu'ils ont à franchir. L'incidence de la plasticité pariétale sur le mode de conidiogénèse a déjà été soulignée (MADELIN, 1979; ROQUEBERT, 1981) en invoquant l'état de maturation de l'enveloppe pariétale. Si l'on considère que, comme la paroi intramatricale, une paroi jeune est essentiellement constituée d'une couche C, on peut supposer des effets comparables au moment du bourgeonnement. Ainsi, par exemple, pourrait s'expliquer le fait que l'on n'ait jamais pu observer de conidies en chaînes (conidies sèches) ou de trétoconidies dans l'ambiance humide d'un coelome et la relative fréquence des formes levure d'Hyphomycètes cultivés en milieu liquide.

Directement ou indirectement l'hyphé est à la base de toutes les structures différenciées (conidiophores, conidiomes, ascotes). LATHAM (1974) a pu constater, en microscopie optique, que les conidiophores de *Cristulariella pyramydalis* sont ramifiés quand le champignon est incubé à 96 % d'humidité relative alors qu'ils sont normalement simples sur leur hôte naturel. Par ailleurs, on observe dans la paroi des hyphes qui participent à la genèse des conidiomes de *Marssoniella* et des ascotes des Rhytismatacées une évolution analogue à celle des hyphes intramatricales : dispersion des composants des strates externes dont le terme ultime est l'agrégation des corpuscules libérés en une sorte de ciment dense unissant entre elles les cellules dont la paroi est limitée à la couche C lamellaire. GOURBIERE & MORELET (1980) ont pu montrer que la formation des pycnides de *Rhizosphaera pini* et *Rhizosphaera kobayashii* obtenues en culture débute par l'apparition d'une gaine mucilagineuse autour d'hyphes submergées hyalines (alors que les hyphes dressées sont pigmentées). A l'intérieur de la masse de mucilage ainsi constituée s'organisent les filaments conidiogènes qui limitent ensuite une cavité centrale. DI COSMO & COLE (1980) ont rapporté une observation dans le même sens lors de l'analyse en microscopie optique et à balayage, des premiers stades de la formation des pycnides de

Chaetomella acutiseta qui, à l'état mûr, sont encore recouvertes par le mucilage solidifié.

La juxtaposition des cellules constituant la paroi d'un coelome, à la surface ou dans le milieu, s'accompagne donc de modifications structurales de la paroi analogues à celles d'une hyphe solitaire immergée. Une situation naturelle, physiquement déterminée, pourrait être indispensable à l'accomplissement de tel ou tel type de morphogenèse.

Nous avons étudié les modifications de la structure pariétale en phase végétative. On peut aussi se demander si la paroi des spores, des endospores en particulier, est sensible de la même façon. En effet, elles sont contenues dans un ensemble clos et humide qui pourrait être assimilable aux conditions intramatriciales. Cependant la genèse pariétale est différente, du moins dans le cas des ascospores (PARGUEY-LEDUC & JANEX-FAVRE, 1981; BELLEMERE & al, 1981), qui se différencient à l'intérieur de la double membrane du sac ascal. Les données actuelles ne semblent pas montrer de figures comparables à celles que nous venons d'exposer. Cependant, l'origine des enveloppes mucilagineuses présentes autour de certaines d'entre elles (*Lophodermium* par exemple) serait intéressante à analyser.

Nous tenons à remercier Mesdames E. BURY et M. DUMONT, ainsi que Miss G. GODWIN, pour leur collaboration technique.

BIBLIOGRAPHIE

- BARTNICKI-GARCIA S. and NICKERSON W.J., 1962 — Induction of yeast-like development in *Mucor* by carbon dioxide. *J. Bacteriol.* 84 : 829-840.
- BELLEMERE A., MELENDEZ-HOWELL L., NICOLAS A. et ROSSIGNOL J.L., 1981 — Étude ultrastructurale comparative du développement des ascospores chez la lignée sauvage et chez les mutants à ascospores «ceinturées» ou «albinos» de *Ascobolus immersus* Pers. ex Fr. *Cryptog. Mycol.* 2 : 299-360.
- BURNETT J.H., 1979 — Aspects of the structure and growth of the hyphal walls. In : J.H. BURNETT & A.P.J. TRINCI, *Fungal walls and hyphal growth*, Cambridge, Cambridge University Press.
- COLE G.T. and NOZAWA Y., 1981 — Dimorphism. In : B. KENDRICK & G.T. COLE, *Biology of conidial fungi*, 1, N.Y., Academic Press.
- DI COSMO F. and COLE G.T., 1980 — Morphogenesis of conidiomata in *Chaetomella acutiseta* (Coelomycetes). *Can. J. Bot.* 58 : 1129-1137.
- EVANS R.C. and STEMPEN H., 1980 — Evidence for pellicle-bound excrescences on hyphal walls of *Bipolaris maydis*. *Mycologia* 72 : 523-533.
- EVANS R.C., STEMPEN H. and STEWART S.J., 1981 — Development of hyphal sheaths in *Bipolaris maydis* race T. *Can. J. Bot.* 59 : 453-459.

- GARRISSON R.G., BOYD K.S. and MARIAT F., 1975 - Ultrastructural studies of the mycelium to yeast transformation of *Sporothrix schenckii*. *J. Bacteriol.* 124 : 959-968.
- GOURBIERE F. et MORELET M., 1980 - Le genre *Rhizosphaera* Mangin et Hariot, 2 : *R. pini*, *R. kobayashii* et *R. kalkoffii*. *Cryptog. Mycol.* 1 : 69-81.
- KORF R.P., 1973 - Discomycetes and Tuberales. In : G.C. AINSWORTH & al., *The fungi*, IV A. N. Y. & London, Academic Press.
- LATHAM A.J., 1974 - Effect of moisture on conidiophore morphology of *Cristallariella pyramydalis*. *Phytopathology* 64 : 1255-1257.
- MADÉLIN M.F., 1979 - An appraisal of the taxonomic significance of some different modes of producing blastic conidia. In : B. KENDRICK, *The whole fungus*, Ottawa, Nat. Mus. of Canada Pub.
- MINTER D.W., KIRK P.M. and SUTTON B.C., 1982 - Holoblastic phialides. *Trans. Brit. mycol. Soc.* 79 : 75-93.
- MOONEY D.T. and SYPHERD P.S., 1976 - Volatile factor involved in the dimorphism of *Mucor racemosus*. *J. Bacteriol.* 126 : 1266-1270.
- PARGUEY-LEDUC A. et JANEX-FAVRE M.C., 1981 - Étude ultrastructurale des asques et des ascospores de truffes du genre *Tuber*. 1 : les asques. *Cryptog. Mycol.* 2 : 37.
- REYNOLDS E.S., 1963 - The use of lead citrate at high pH as an opaque stain in electron microscopy. *J. Cell. Biol.* 17 : 208-212.
- ROQUEBERT M.F., 1981 - Analyse des phénomènes pariétaux au cours de la conidiogénèse chez quelques champignons microscopiques. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., série B.* 28 : 1-112.
- SHATKIN A.J. and TATUM E.L., 1959 - Electron microscopy of *Neurospora crassa* mycelia. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 6 : 423-426.
- WHEELER A. and GANTZ D., 1979 - Extracellular sheaths on hyphae of two species of *Helminthosporium*. *Mycologia* 51 : 1127-1135.